云 南 植 物 研 究 2002，24 (3)：273 ~ 288
Acta Botanica Yunnanica

古地中海退却与喜马拉雅 - 横断山的隆起在中国喜马拉雅成分及高山植物区系的形成与发展上的意义*

孙 航
（中国科学院昆明植物研究所，云南 昆明 650204）

摘要：横断山 - 喜马拉雅植物区系的开端是在晚白垩纪和早古近纪（早第三纪）。古植物资料表明在古近纪初期横断山 - 喜马拉雅植物区系是同古地中海沿岸一致的以照叶林为主的暖湿植物区系。古近纪后期和新近纪（新第三纪）以后古地中海气候逐步旱化，原来的暖湿植物区系在地中海地区逐步消失，而在横断山及喜马拉雅和东亚其他地区得以保存和发展，现代横断山及东喜马拉雅的亚热带森林即是其后裔。古近纪中期以后由于古地中海的逐步退却，气候变得干旱，原暖湿植物区系逐步被现代旱生的地中海植物区系所取代。新近纪以后，旱生的现代地中海植物区系由于喜马拉雅和横断山的隆起而转向适应高山环境，逐步分化形成了现代的中国 - 喜马拉雅成分。横断山 - 喜马拉雅地区硬叶高山栎林的起源；铁筷子属，绿绒蒿属，芒苞草属，假百合属及马桑属的地中海、喜马拉雅 - 横断山间断分布的形成便是古地中海植物区系残遗的体现；黄花木属、独一味属等众多中国喜马拉雅成分就是古地中海祖先的后裔。这些代表类群的分析研究表明现代的喜马拉雅 - 横断山的高山植物区系以及中国 - 喜马拉雅成分中有相当的一部分是起源于新生代旱生的地中海植物区系。

关键词：古地中海退却；喜马拉雅，横断山，高山植物区系，中国 - 喜马拉雅成分的起源
中图分类号：Q 948 **文献标识码：**A **文章编号：**0253 - 2700(2002)03 - 0273 - 16

Tethys Retreat and Himalayas-Hengduanshan Mountains Uplift and Their Significance on the Origin and Development of the Sino-Himalayan Elements and Alpine Flora

SUN Hang
(*Kunming Institute of Botany*, *Chinese Academy of Sciences*, Kunming 650204, China)

Abstract: The flora of Himalayas-Hengduanshan Mountains started in late Cretaceous and early Paleogene. Paleobotanical data had showed that the flora of Himalayas-Hengduanshan Mountains was a part of Tethyan Tertiary Flora or evergreen, laurophyll "paleotropical geoflora" in that time. After late Paleogene, along with climate of the Mediterranean gradually become aridity, the laurophyll "paleotropical geoflora" gradually replaced by semiarid or arid flora of the Mediterranean. The Tethyan Tertiary Flora was

---

* 基金项目：云南省自然科学基金项目（99C0073M）；国家自然科学基金项目（39930020，39770065），中国科学院创新重大项目（KSCX2 - 1 - 06B）及生物区系支持项目（STZ - 1 - 04）
收稿日期：2001 - 07 - 31，2001 - 11 - 13 接受发表
作者简介：孙航（1963 - ）男，研究员，主要从事植物分类与植物区系学研究。

only conserved and developed in E Asian for monsoon climate bringing ample summer rain up to today. Therefore，most of subtropical evergreen broad-leaved forest occurring in Himalayas-Hengduanshan Mountains are the descendant of the Tethyan Tertiary Flora. After Neogene，the Himalayas-Hengduanshan Mountains uplifted caused the semiarid or arid flora of Mediterranean turning to adapt to alpine environment and gradually differentiated and developed in these regions. Through analysis of the origin of sclerophyllus oaks forest in Himalayas-Hengduanshan Mountain and the Euroasian disjunction in some examples: *Helleborus*，*Meconopsis*，*Acanthochlamys*，*Notholirion* and *Coriaria*，as well as the descendants of Tethyan flora，such as *Piptanthus*，*Lamiophlomis*，*Notochaete*，*Phyllopnyton*，exsiting in the regions，showed that quite a part of Sino-himalayan elements and modern alpine plants of Himalayas-Hengduanshan Mountains originated from the semiarid or arid flora of Mediterranean.

Key words: Tethys retreat，Himalayas; Hengduanshan Mountains; Alpine flora; Sino-himalayan elements; Origin

横断山及东喜马拉雅地区被认为是世界上10个生物多样性最热点地区之一——印度-缅甸区（Myers等，2000）的物种最为丰富的区域，并且作为东亚植物区系的一个现代分化中心为世人所关注。由于其地理位置特殊及生境复杂多样，其南端与东南亚热带北缘相邻接，北部及西北部向青藏高原高寒地带过渡；此外，横断山区著名的南北向的金沙江、澜沧江、怒江及其支流峡谷，便于南、北植物的交流，热带植物上升和温带植物下降都在长期连续进行（吴征镒和王荷生，1983），各类植物区系成分交错混杂，形成了河谷至高山的较为齐全的垂直带，加上西南季风及东南季风的双重影响为植物物种的生存，繁衍和分化发展提供了优厚的自然条件，又加上地质历史上的各类事件，使得这有限的区域内几乎拥有了北半球的各类植物区系成分，为世界高山植物区系最丰富的区域（吴征镒和王荷生，1983），同时也同热带区域甚至是南半球的植物有着千丝万屡的联系。并且成为了许多物种和类群的现代分化中心。

吴征镒（Wu，1988）指出整个东亚植物区系至少在其西部是以横断山至喜马拉雅为中心而发展起来的。横断山区是解决区系发生和板块漂移关系的区系结，也是解决北温带植物区系包括东亚、北美及欧洲植物区系起源以及种子植物演化发展的关键地区。王文采（1992）则推测云贵高原-四川一带可能是在白垩纪中期，被子植物在赤道地区起源后向北半球扩展到达上述地区形成的一个重要发展中心，并在这里发生了强烈的演化辐射。横断山及东喜马拉雅地区植物区系的重要性在于它具有异常丰富的植物种类和复杂多样的植物区系成分，其中最突出的便是中国-喜马拉雅成分，这一地区是该成分的主要形成中心，并形成了众多的特有属如铁破锣属（*Beesia*），黄三七属（*Souliea*），丝瓣芹属（*Acronema*），囊瓣芹属（*Pternopetralum*），丛菔属（*Solms-Laubachia*），大钟花属（*Megacodon*），滇黄芩属（*Veratrilla*），独花报春属（*Omphalogramma*），豹子花属（*Nomocharis*），高山豆属（*Tibetia*），马蹄黄属（*Spenceria*）等。也是许多重要的是植物类群尤其是高山植物如龙胆属（*Gentiana*），虎耳草属（*Saxifraga*），紫堇属（*Corydalis*），风毛菊属（*Saussurea*），翠雀属（*Delphinium*），报春属（*Primula*），马先蒿属（*Pedicularis*），鼠尾草属（*Saliva*），柳属（*Salix*），杜鹃属（*Rhododendron*），红景天属（*Rhodiola*）等世界性大属的的现代分布分化中心，甚至可能是其中一些属下等级的起源中心。

横断山的植物区系，虽在河谷地区科属种有众多的热带成分，具有热带为主的亚热带性质（金振洲等，1994，1995），但从总体上看仍属温带性质（Wu，1988，李锡文和李捷，1993），其丰富的特有和特征类群也表现出了新特有的性质（李锡文和李捷，1993；李锡文，1994），因而横断山植物区系是一个较为年轻的区系。在横断山的区系发生及联系上，李锡文等（1993）指出横断山的植物区系可区分为古北大陆、古地中海和古南大陆三大成分，古北大陆成分是横断山地区种子植物区系的核心。虽然横断山及东喜马拉雅地区拥有了北半球的各类主要的区系成分，但追逐历史可看出其现代的植物区系同晚白垩世及早第三纪时存在于北半球的北方第三纪植物群以及古特提斯海植物群（Takhtajan，1969）有着密切的关系，并且该地区的许多特征成分则可能是这两大古植物群的后裔。这两大古植物群也正是东亚植物区系的主要源头（汤彦承等，1996）。因此，本文将对晚白垩世以来古地中海的植物区系的演变分析，以及古地中海退却后一些特征类群的分析来阐明其对横断山及喜马拉雅植区系的形成及演变的影响。

1　植物区系的历史及发展过程

喜马拉雅及横断山区在古生代时是一南北向的大海槽，基本处于海水的淹没中（陶君蓉，2000）。中生代印支运动发生以后，喜马拉雅及横断山区的古地理环境发生了巨大的变化。其东侧均处于海盆和内陆湖水的淹没中，而中西部仍为宽阔的海洋环境。到了侏罗纪至白垩纪时，由于中南半岛运动的影响，陆区范围扩大，而滇西从景东－普洱－江城一线为界，东部为以陆相沉积为主的近海盆，西部为海陆交互相沉积的并滨海盆地，由于受古特提斯海洋性气候的影响，为热带－亚热带气候。到了晚白垩世至古近纪（早第三纪）（瑞曼等，2001）海水已退至拉萨以南，并且全部退出了横断山地区，滇西北，川西南横断山区的核心地带最初的高原形成时期大约是在古近纪（早第三纪）（李炳元和王富葆，1986）。从此后横断山区再也没受到过海侵的影响（Chen，1987）。因此，此时也应是喜马拉雅及横断山区植物区系的真正开始。由于当时正处于古特提斯海的东岸，其区系的发生发展同当时古特提斯海植物区系的发展演变有着密切的关系。下面将从古特提斯海古环境的变迁和植物区系的变化来进一步论述其形成与演变。

1.1　晚白垩世－古近纪（早第三纪）古特提斯暖湿植物区系阶段

从古特提斯植物区系的演变上看，现存的地中海植物区系是一个具有旱生特征的年青区系。在晚白垩世至始新世时，特提斯区系是一个喜湿热的以常绿乔灌木为特征的亚热带类型，也即特提斯晚白垩植物群（Takhtajan，1969）或称为北特提斯植物区系（Kubitzki & Krutzsch，1996），当时的特征植被是以常绿的樟科和壳斗科为主的照叶林（Mai，1989）。此时的区系特征类群包括了以樟科（*Cinnamomum*，*Litsea*，*Neolitsea*，*Persea*，*Laurus*），壳斗科（*Castanopsis*，*Quercus*，*Cyclobalanopsis*，*Lithocarpus*）等较为丰富的类群，另外棕榈科植物（如 *Trachycarpus*，*Livistonia*，*Chamaerops*，*Sabal*）也是这一区系的组成特征（Takhtajan，1969）。此外也有许多现在东亚亚热带和热带山地森林中的常见类群如花椒（*Zanthoxylum*），杨梅（*Myrica*），糙叶树（*Aphananthe*），八角枫（*Alangium*），橄榄（*Canarium*），刺葵（*Phoenix*），飞龙掌血（*Toddalia*），吴茱萸（*Euodia*），柃木（*Eurya*），木藜芦（*Leucothoe*），鼠刺（*Itea*），泡花树（*Meliosma*），水东哥（*Saurauria*），灰木（*Symplocos*），

三棱栎（*Trigonobalanus*），常山（*Dichroa*），白颜树（*Gironniera*），清香桂（*Sarcococca*），八角（*Illicium*），木莲（*Manglietia*），水椰子（*Nypa*），荛花（*Wiskstroemia*），单室茱萸（*Mastixia*），五列木（*Pentaphylax*）等（Mai，1989）。当时的特提斯亚热带植物区系主要生活在特提斯沿岸及其岛屿，并且越过南欧进入西南亚，进一步向东扩展至中国西南部（Axelrod，1975）。Takhtajan（1969）则认为在古新世时特提斯亚热带植物区系的北界在东部仍可达中国北部及日本。

虽然东喜马拉雅和横断山区目前尚无古近纪（早第三纪）以前的化石记录，但从西藏西部古近纪（早第三纪）的一些化石记录可以反映出当时的这些地区是特提斯晚白垩世植物区系的一部分。在早第三纪时西藏西部的葛尔门士，秋乌和柳区和化石记录有：*Magnolia*，*Annona*，*Litseaphyllum*，*Laruophyllum*，*Daphnogene*，*Ficus*，*Myrica*，*Lithocarpus*，*Juglans*，*Casesalpinites*，*Milletia*，*Melanorrhonea*，*Rhanmus*，*Evodia*，*Eucalyptophyllum*，*Viburnum*，*Sapindus*，*Nephelium*，*Meliosma*，*Livistona Sabalites*，*Phrynium* 等，可以看出当时森林的热带性较强，其中许多成分如 *Livistona*，*Meliosma*，*Lithocarpus*，*Myrica*，*Laruophyllum*，*Litseaphyllum* 等同特提斯晚白垩植物区系一致，属于潮湿的热带气候（Guo，1985；陶君蓉，2000）。并且该植物群中也混生有桉叶类的硬叶旱生种类，也同当时欧洲特提斯旱生的硬叶常绿阔叶林形成以前始新世中期混生有旱生硬叶树种的照叶林相似。因此在晚白垩世和古近纪时东喜马拉雅及横断山地区植物区系主体是同当时的古特提斯植物区系一致。直到新近纪（晚第三纪上新世）后期至第四纪初（更新世）（瑞曼等，2001）在意大利仍然生长有许多目前仅限于东亚分布的特征属如 *Craigia*，*Hartia*，*Actinidia*，*Paulownia*，*Cephalotaxus*，*Cryptomeria* 等（Martinetto，1996），反映出了东亚植物区系同古特提斯植物区系的整体性。古近纪后期由于气候的旱化，古特提斯湿热的植物区系逐步被旱生的硬叶常绿阔叶林取代，其中的大部分成分如 *Castanopsis*，*Saurauia*，*Symplocos*，*Trigonobalanus*，*Eurya*，*Alangium*，*Illicium*，*Manglietia*，*Pentaphylax*，*Eurya* 等完全从今天的欧洲消失（Mai，1989）。而在东亚、热带亚洲及其它热带地区得以保留和发展，如壳斗科，木兰科等在中南半岛一带形成了现代分化或分布中心（李建强，1999；周浙昆，1992；刘玉壶等，1999）。因此现代东亚的亚热带植物区系以及热带亚洲的部分区系应是特提斯晚白垩世植物区系的后裔。

在今天的横断山植物区系组成上仍有20%左右的热带成分（Wu，1988），主要分布在其南麓及部分河谷地区。横断山和东喜马拉雅地区南坡广布的亚热带常绿阔叶林植物区系是在相同的历史背景下发展起来的（孙航和周浙昆，1996，1997）。它们中许多特征科属（如壳斗科，樟科）无疑是特提斯晚—白垩世植物群的后裔，这当然同第三纪欧洲气候变迁以前同东亚及东南亚植物区系形成的一体性（汤彦承，2000）发展密切相关。其中分化较为突出的以樟科的木姜子属（*Listea*）和山胡椒属（*Lindera*）为例。这两属植物在横断山及其邻近地区形成了一个小的分化中心，并获得了进一步的分化和发展，并且是亚热带山地常绿阔叶林或针阔混交林的常见成分之一。在系统演化上它们有许多共同之处，横断山及邻近地区有着丰富的种类，既有原始种类也有进化类群；既有常绿也有落叶，并且两属所有的落叶类群关系密切的被认为是姐妹群（李捷，1992；Li & Christophel，2000），在系统上平行演化发展（李锡文，1979；1985），其化石类群不仅是欧洲特提斯晚白垩植物群中主要的成员之一，而且也是早第三纪西藏古特提斯海植物区系的常见成分；很显然这

类植物起源于古特提斯海周围的热带地区（李锡文，1995）。这些热带亚热带成分或者在这些河谷及山坡植被中自第三纪以来就存在或是近代又沿南北河谷向北延伸的结果（李锡文，1993）。当然，由于新第三纪以后喜马拉雅的隆起气候的变迁，大部分特提斯晚白垩植物群未能在横断山区得到进一步的发展演变成温带性性质的中国－喜马拉雅成分。而仅在横断山区和东喜马拉雅复杂而优越的亚热带（或热带）环境条件下得到了进一步发展而成为横断山及东喜马拉雅地区亚热带森林区系一重要的组成部分。

1.2　现代地中海旱生植物区系的形成发展阶段

渐新世以后特提斯气候逐步变凉和旱化，在西欧地区中新世孢粉分析表明温带的植物成分的种类比早第三纪明显增多，并且开始出现了现代的地中海成分如拟冬青栎等现代硬叶栎类以及木樨榄属（*Olea*），清香木属（*Pistacia*）等类群（郑卓，1989），原来中生的常绿阔叶林及喜湿的成分逐步消失，古特提斯海植物群暖湿的常绿阔叶林逐步被旱生的硬叶常绿阔叶林所取代（Palamarev，1989）。并逐步向旱生的现代地中海区系发展。到了晚上新世后，冬湿夏旱的地中海式气候特征已完全形成，现代旱生的地中海区系也随之形成（Suc，1984）。从第三纪以来横断山区古环境和化石的记录也可看出当时这一地区的气候也在逐步变得干旱，晚渐新世以后横断山腹地丽江和理塘的化石区系组成如旱梅属（*Palibinia*），类桉叶类植物（*Eucalyptophyllum*），榉木属（*Zelkora*）等（郭双兴，1986）以旱生硬叶的种类为代表也反应了这一点。从中可以看出当时的横断山植物区系同古地中海区系演变发展的一致性。

旱生的地中海植物区系的形成与发展对喜马拉雅和横断山植物区系产生了深远的影响，并且在这些地区高山植物区系的形成中扮演了重要的角色。吴征镒（1983）分析指出中国种子植物分布类型中，旧世界温带分布，地中海、西亚至中亚以及中亚分布等主要起源于古地中海沿岸。其中横断山区有中国2/3以上旧世界温带分布的属（Wu，1988），如在东喜马拉雅及横断山区形成分化中心的绿绒蒿属（*Meconopsis*）（庄璇，1981）；横断山同地中海间断分布的铁筷子属（*Helleborus*），沙棘属（*Hippophae*）等。地中海、西亚至中亚以及中亚分布类型虽然在中国主体分布在新疆等干旱地区，但仍有1/10左右的类群可以在横断山区找到（Wu，1988）。现存的许多特提斯区系成分或有特提斯起源背景的残遗如独尾草属（*Emerurus*），鱼鳔槐属（*Colutea*），金铁锁属（*Psammosilene*），茄参属（*Mandragora*），黄栌属（*Cotinus*），栌菊木属（*Noulie*），翅果蓼属（*Parapteropyrum*），紫金标属（*Ceratostigma*），无心菜属（*Arenaria*）等（李恒，1981；吴征镒和王荷生，1985；武素功和李沛琼，1986；Wu，1988；周立华，1999）便是最好的例证。下面从一些特征植被和类群的演变与发展来进一步论证。

1.2.1　横断山区硬叶常绿阔叶林的起源和演化　硬叶常绿阔叶林是横断山区最有代表性的植被，由栎属硬叶的高山栎类植物组成，它可能是古地中海植被的直接衍生物（金振洲，1987）。此类硬叶常绿阔叶林在横断山区有着广泛的分布，是横断山区森林生态系统主要组成成分之一。横断山区也是高山栎类的分布中心，共有11种之多。从现代地理分布上看横断山区几乎集中分布了全部的高山栎的种类（周浙昆，1993a）（图1），且除少数种分布区可抵西喜马拉雅和日本外，其他大部分种类仅占据着非常狭小的分布范围。

Takhtajan（1969）认为硬叶的和半旱生型的群落类型在古新世就已存在，硬叶栎类的

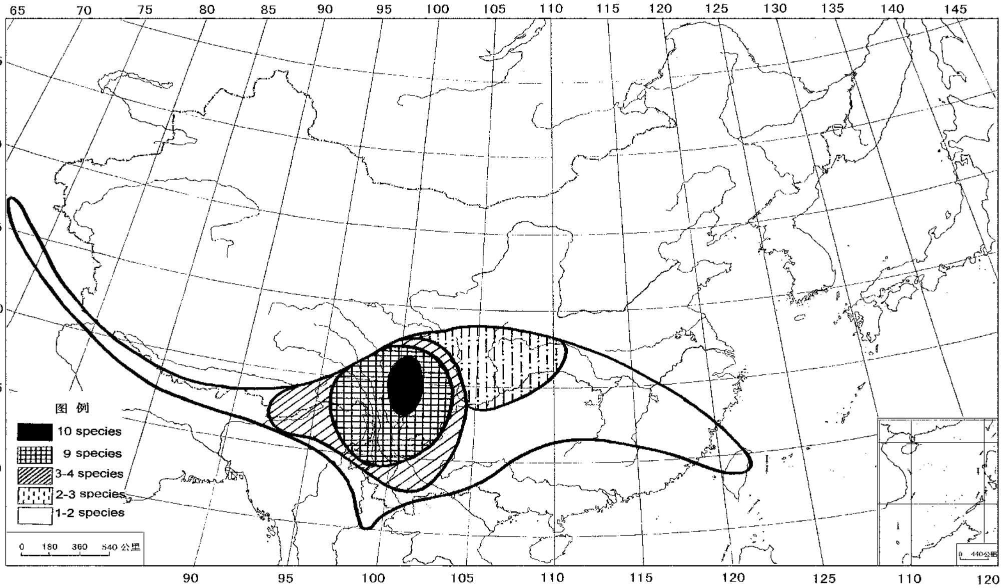

图 1 高山栎组的地理分布（主要根据周浙昆（1993）修改）

Fig. 1 The distribution of sclerophyllus oasks（sect. Brachylepids）

化石是栎属出现较早的化石记录之一。在北美同现代硬叶栎相近的化石在晚始新世就已出现，并开始了多样性的分化（Axelrod，1983）。渐新世时硬叶栎类在现代地中海地区广泛出现，许多地中海地区硬叶栎类的早期类型如古冬青栎（*Q. praeilex*）（现代种：*Q. ilex*），*Q. mediterranea*（现代种：*Q. coccifera*），*Q. palaeocerris*（现代种：*Q. cerris*）等（Palamarev，1989）。分子地理学的研究也表明在第三纪时栎属植物在各大陆间分布是连续的（Samuel 等，1998），硬叶的乔灌木在古新世早期就已形成，到了近渐新世时很多种已同现代类群相似，在中新世中期时大部分种类已难以同现存类群区别了（Axelrod，1975），这也表明了硬叶栎类起源地是古特提斯海地区或马得雷－特提斯区（Axelord，1975）。从化石出现的时间上看硬叶栎类是从栎属植物中较早分化出来的类群，这也得到了分子系统学的支持（Manos 等，1999）。在硬叶栎类的起源上李建强（1999）和周浙昆（1993b）持有另一观点。他们认为栎属（狭义）的外类群青岗属仅限分布于东亚及热带亚洲，尤其是东南亚的的热带和亚热带森林中。不仅如此，这一地区也是栎属的另一现代分布中心，现存于地中海，美洲以及横断山区的硬叶栎类，均源出于泰国北部，云南南部及西南部，起源后沿地中海沿岸扩散至北美的马德雷区。

Mai（1989）指出，冬青栎等现代地中海成分属于渐新世混生的中生植被区系，地中海现代的旱生植被源出于第三纪时的樟叶林（*Laurelophyll*），其进化和发展明显地是受气候和环境的控制，旱生结构在这类植物无疑成了其在新生代以后适应气候旱化得以充分发展的重要因素（Uzunova K 等，1997）。并在新生代干旱气候的影响下得到了充分的发展。化石资料表明（周浙昆，1993b）高山栎在中新世以前混生于常绿阔叶林中，在群落中不占优势，中新世以后才逐步繁荣起来。至今在云南中部及南部（以及泰国北部）的常绿阔

叶林中还有混生也是其起源背景的一佐证。同上述两地区相比，横断山区的高山栎化石出现最晚。其最早的记录是中新世在西藏的南木林及云南开远的小龙潭（陶君蓉，2000）；高山栎真正的繁荣则是在上新世晚期（陶君蓉，2000）。

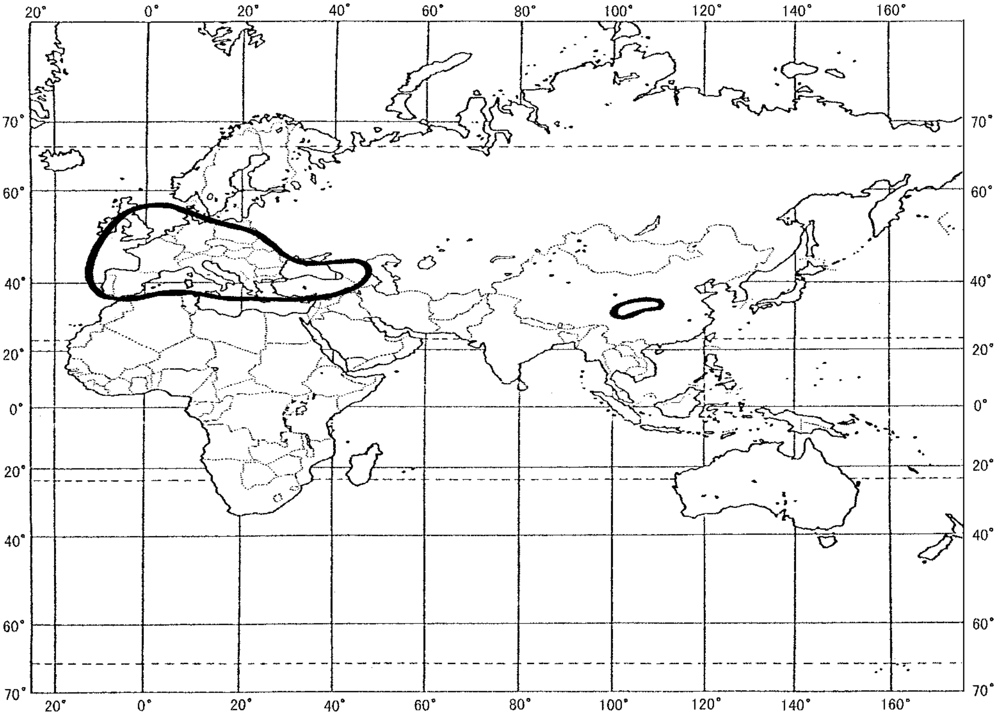

图2　铁筷子属的间断分布

Fig. 2　The disjunction of *Helleborus* in Euroasia.

有趣的是中北美及现代地中海地区的硬叶常绿阔叶林均分布于冬湿夏干的地中海气候区，而只有高山栎类分布于季风气候区，其硬叶结构尤其是在进化中所形成的复表皮可能是更能适应由于海拔升高所随之改变的生态环境如寒化，强紫外线，生理干旱的环境等。并且在西南季风影响下，在东喜马拉雅和横断山区的陡峻山地和河谷形成新的适应，而迅速分化发展（金振洲，1988；Zhou 等，1995）。现生的高山栎在海拔 2 400 ~ 3 600 m 最为丰富（周浙昆，1993a），这可能是由于海拔过低不利与其他喜湿热的阔叶树种的竞争，海拔太高及较低的温度和生理干旱也不利于其种系的分化。李进等（1998）对川滇高山栎（*Q. aquifolioides*）遗传多样性的研究表明在水湿条件最为丰富的 2 400 ~ 3 300 m 地段上其遗传多样性最高，过低或过高其遗传多样性则降低印证了这一点。

因此，东喜马拉雅－横断山硬叶常绿阔叶林的形成，同地中海地区硬叶常绿阔叶林的形成和发展有着共同的历史背景和条件，它们都是在常绿阔叶林或樟叶林的退却，环境变迁后脱颖而出的并得以充分的发展。但高山栎类的发展时也正是印度板块同欧亚板块相撞，特提斯海的退却，喜马拉雅剧烈隆升的时代，因此，它的发展分化可能不是对在夏干

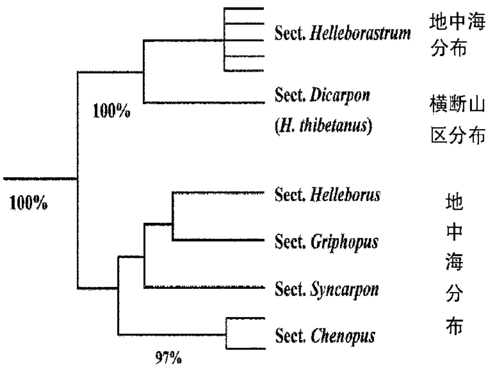

图3　铁筷子属6个组 TrnL－F，mat K and ITSm 序列联合分析的分子地理分支图，横线下为 Bootstrap 支持率（根据 Sun Hang 等（2001）修改）。

Fig. 3　The part of phylogenetic trees of *Helleborus* based on DNA data，bootstrap percentages are below branches（based on Sun Hang *et al*，2001）

冬湿的现代地中海气候的产物；而是对喜马拉雅及横断山的隆升后形成的高山环境的适应。从高山栎类硬叶常绿阔叶林的发展可以暗示，随着喜马拉雅和横断山的进一步隆升，原旱生的地中海植物区系一部分退却，一部分消失或残留，而一部分转向适应高山寒化及生理旱化的环境获得了进一步的发展和分化，进而成为高山植物区系或中国喜马拉雅成分的一重要来源。

1.2.2　喜马拉雅－横断山同地中海间断的形成

铁筷子属（*Helleborus*）是横断山同地中海间断的代表类群（图2）。该属现共有 15 ~ 17 **种，并分为6个组即** Sect. *Syncarpus*，Sect. *Griphopus*，Sect. *Helleborus*，Sect. *Chenopus*，Sect. *Dicarpon* and Sect. *Helleborastrum*（Mathew B.，1989）。**其中** Sect. *Syncarpus*，Sect. *Griphopus*，Sect. *Helleborus*，Sect. *Chenopus* **在系统上较孤立，是较为古老的类群，全部分布在地中海地区。而** Sect. *Dicarpon* **和** Sect. *Helleborastrum* **则是关系较密切的较为进化的类群，其中** Sect. *Dicarpon* **仅一种即铁筷子（***H. thibetanus***）分布于横断山至秦岭一带。**Sect. *Helleborastrum* **种类最多，约** 11 ~ 12 **种，且种间变异较大，**

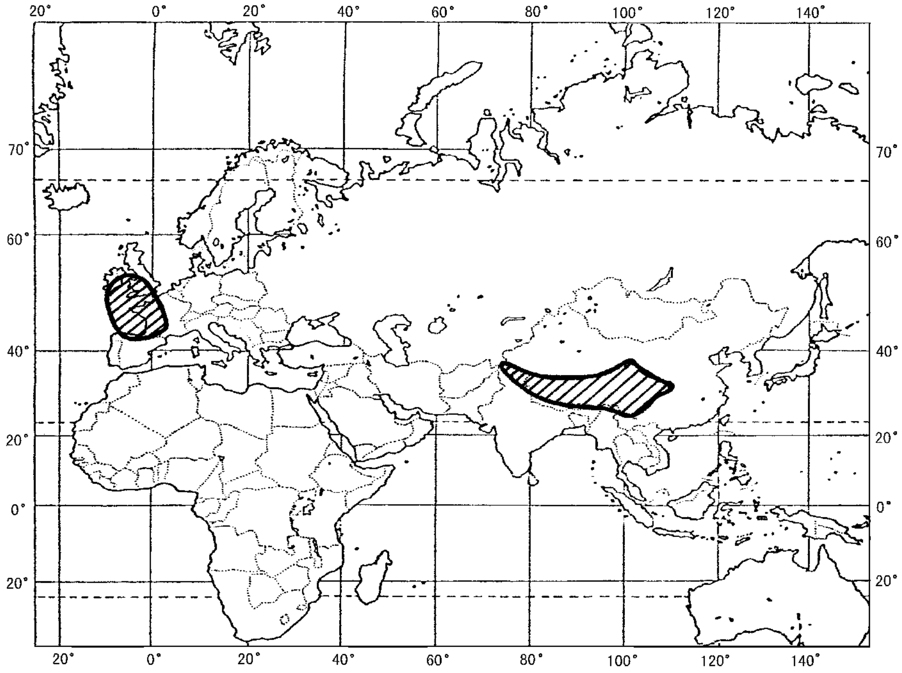

图4　绿绒蒿属的间断分布（庄璇，1981）

Fig. 4　The disjunct distribution of Meconopsis in Euroasia（Based on Chuang，1981）

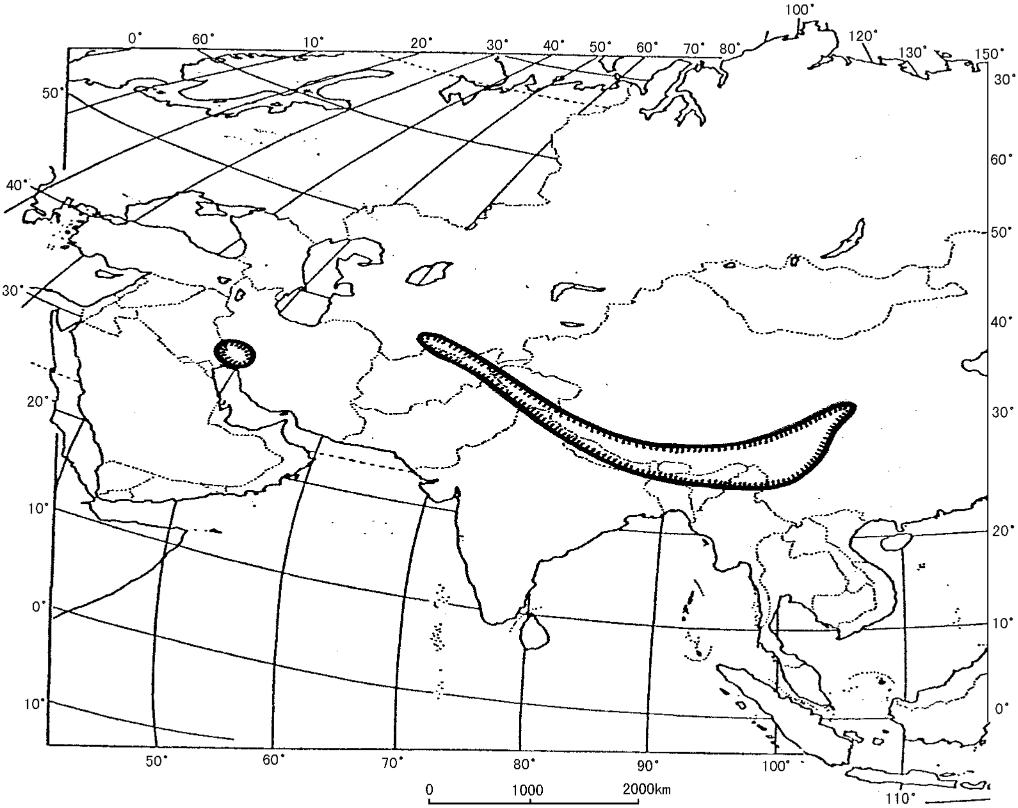

图 5　假百合属的地理分布（根据梁松筠，1999）

Fig. 5　The distribution of *Notholirion*（Based on Liang Songjun，1999）

看得出是正处于分化中的年轻类群，全部分布在地中海地区。从系统上看，我国分布的铁筷子（*H.thibetanus*）是现存所有 Sect. *Helleborastrum* 的基部类群，并得到了分子系统学的支持（Sun 等，2001）（图 3），这显然是一个地中海起源的类群。*H.thibetanus* 是第三纪在横断山区的孑遗成员，说明在早第三纪时铁筷子属（*Helleborus*）在古地中海有着连续的分布，其间断分布的形成是中新世喜马拉雅的隆升和古地中海退却的缘故，这也为分子生物学的证据所印证（Sun 等，2001）。

绿绒蒿属（*Meconopsis*）植物是横断山和喜马拉雅同地中海间断分布的另一类群，它的分布恰好同 *Helleborus* 相反（图 4）。全属共 49 种，1 种产西欧，生活在潮湿的阴蔽的落叶林下或溪边，显然也是第三纪的孑遗成员；其余的 48 种则全分布在横断山和喜马拉雅地区。该属较为原始的锥花绿绒蒿系 Ser. Cambricae，除 *Meconopsis cambricae* 孤立地分布在爱尔兰，西南英格兰和法国西部及西班牙北部外，其余各种主要分布在喜马拉雅，尤以尼泊尔为多。其它的各系均分布在中国西南部至喜马拉雅地区。该属一较为原始的椭果绿绒蒿系 Ser. Chelidonifoliae 分布于横断山区的东部的四川中部至陕西南部及湖北西部。其余各类群均分布在横断山区及青藏高原，形成了本属的一个次生发生中心。虽然一些分子生物学的证据表明绿绒蒿属可能不是一个单系类群（Jork & Kadereit，1995），原始的椭果绿

绒蒿系 Ser. *Chelidonifoliae* 被认为是罂粟亚科（Papveroideae）的基部类群，其余的绿绒蒿属植物成员同欧亚大陆分布的 *Roemeria* 和 *Papaver* 同在一分支巢中，但西欧分布的 *M. cambrica* 仍然是同亚洲的其他 *Meconopsis* 的成员关系最近，其生境也同椭果绿绒蒿系 Ser. Chelidonifoliae 十分相似。在地史上曾经是广布劳亚古陆湿润区域，同样是古地中海的起源。间断分布的形成则明显是晚第三纪地中海气候变干以及第四纪喜马拉雅剧烈隆升后形成的（Jork & Kadereit，1995）。

假百合属（*Notholirion*）也是一个在古地中海范围中间断分布的属，共 5 种。其中 3 种 *N. bulbuliferum*，*N. campanulatum*，*N. macrophyllum* 分布于横断山区和东喜马拉雅。另有 2 种则间断的分布于西喜马拉雅至伊朗（图 5）。其分布格局则正是古地中海的南缘（梁松筠，1999），从中也可看出假百合属（*Notholirion*）古地中海起源后在横断山及东喜马拉雅地区进一步发展的趋势。

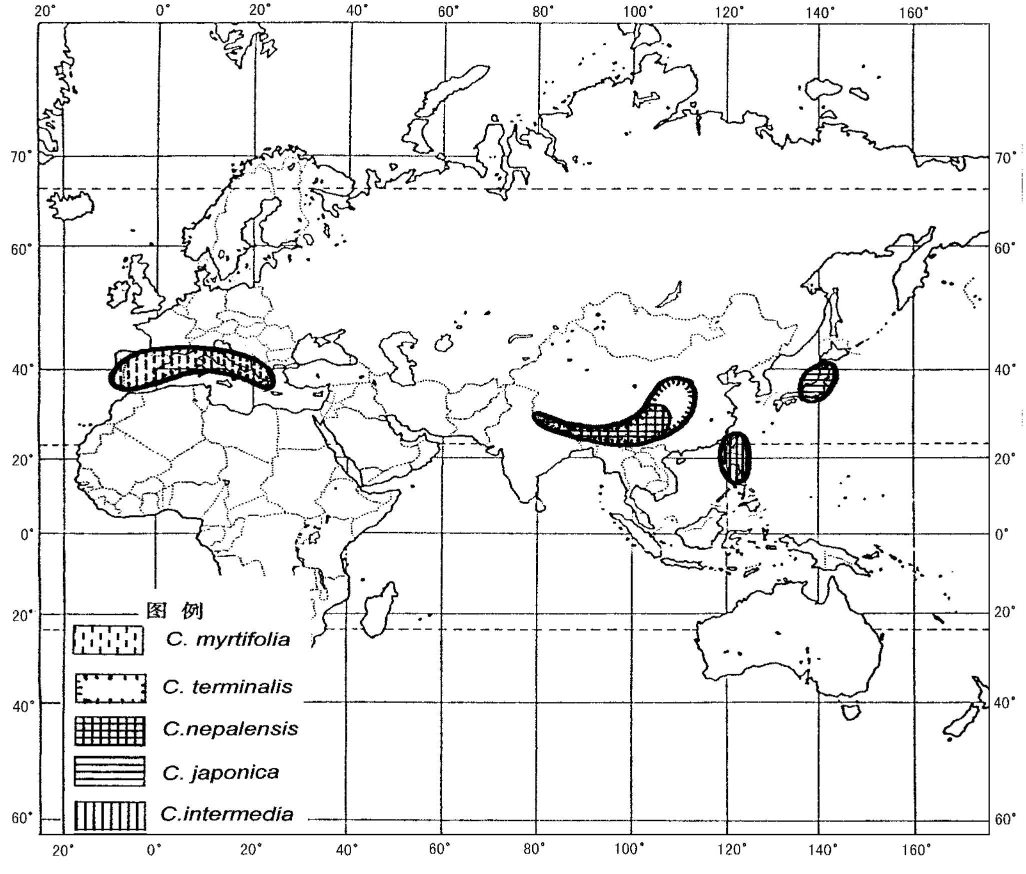

图 6 欧亚大陆马桑属的间断分布（自 Yokoyama 等，2000）

Fig. 6 The disjunct distribution of *Coriaria* from Euroasia（Based on Yokoyama J. *et al*，2000）

马桑属（*Coriaria*）是一个典型的星散间断分布的类群。在北半球的间断分布却反映出了地中海同横断山及东喜马拉雅地区有着密切的关系。马桑属在北半球的间断分布是在地中海，喜马拉雅及横断山和日本，台湾及菲律宾（图 6）。Yokoyam 等（2000）利用叶绿

体DNA rbcL和matK基因对马桑属（*Coriaria*）进行了分子地理学的研究，发现地中海分布的*Coriaira myrtifolia*，同喜马拉雅及横断山分布的草马桑（*C. terminalis*）及马桑（*C. nepalensis*）关系最为密切，分支图上聚在一个分支巢中；而东亚的间断（喜马拉雅－日本及台湾、菲律宾）*C. japonica*和*C. intermedia*和*C. terminalis*及*C. nepalensis*间的关系反而相对较远，二者不在一个分支巢中，而是姊妹群的关系（图7）。由此也看出了喜马拉雅和横断山在植物区系上同古地中海的渊源，其间断分布无疑应归结为新生代气候的干旱和冰期的影响（Good，1930）。

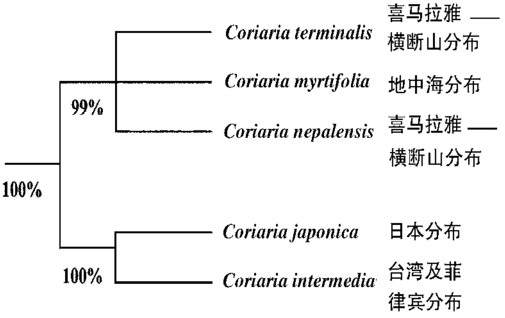

图7　欧亚大陆马桑属5个种的分子地理分布图。横线下为Bootstrap支持率。根据Yokoyama J等修改。

Fig. 7　The part of phylogenetic trees of *Coriaria* from Euroasia based on DNA data，bootstrap percentages are below branches (based on Yokoyama J. *et al*，2000)

芒苞草属（*Acanthochlamys*）是一个有趣的残遗单种属，分布于四川西部及西南部和西藏东南部的横断山区腹地，主要生长在干暖河谷的向阳坡面上。在早春开花，夏季来临时即开始枯黄，保留着适应地中海气候的生活习性。虽然在分类学的处理上也被处理为科的等级（高宝莼，1998），但吴征镒（1988）认为芒苞草属属Velloziaceae科，得到了大多数学者（Chase等，1995；Takhtajan A. 1997，APG，1998，Salatino等，2001）的赞同。最近的分子系统学研究（Behnke等，2000；Salatino等，2001）支持芒苞草属（*Acanthochlamys*）是现存Velloziaceae的基部类群或是姐妹群（图9）。在植物地理上吴征镒（Wu，1988）认为这样的狐猴式的间断分布是印度板块向北飘移的结果，是中国植物区系同非洲相联系的代表类群（汤彦承，2000）（图8）。但从芒苞草所保留的地中海气候的生态习性上看，很可能同南半球现存的Velloziaceae有着共同的古地中海起源背景，芒苞草是古地中海退却后的残遗成分。

1.2.3　**现生的许多中国－喜马拉雅成分是古地中海的后裔**　汤彦承等（1996）指出特提斯第三纪植物群是东亚被子植物区系的一重要源头，一些中国－喜马拉雅成分的特征属如刺参属（*Acanthocalyx*），双盾木属（*Dipelta*），蓟叶参属（*Cryptothladia*）等都是古地中海退却和喜马拉雅隆升后，在横断山及青藏高原保存并分化发展起来的后裔。此外，也有一些年轻的成分是源于古地中海成分的祖先，在青藏高原隆升过程中分化形成的。豆科的黄花木属（*Piptanthus*），该属2～3种（Turner，1980）。分布于喜马拉雅至横断山和秦岭一带，同中亚荒漠的古地中海了遗成分——沙冬青属（*Ammopiptanthus*）以及现代分布于地中海区的成分Anagyris的关系较为密切（王恒昌和孙航，2001）。Anagyris主要分布于非洲北部，西亚西部和欧洲南部，是地中海马基群落的的特征成分（Browicz，1978），同*Piptanthus*分近缘（Turner，1981）。黄花木属中被认为较为原始的种*Piptanthus nepalensis*分布最广（Yuan & Peng，1990），同沙冬青属（*Ammopiptanthus*）和*Anagyris*遥相呼应。充分反映了黄花木属的古地中海渊源。

独一味属（*Lamiophlomis*）是另一个由地中海祖先起源，在喜马拉雅隆升过程中分化出来的中国－喜马拉雅成分。该属仅1种，是随着喜马拉雅山脉隆升为陆地，适应高山荒

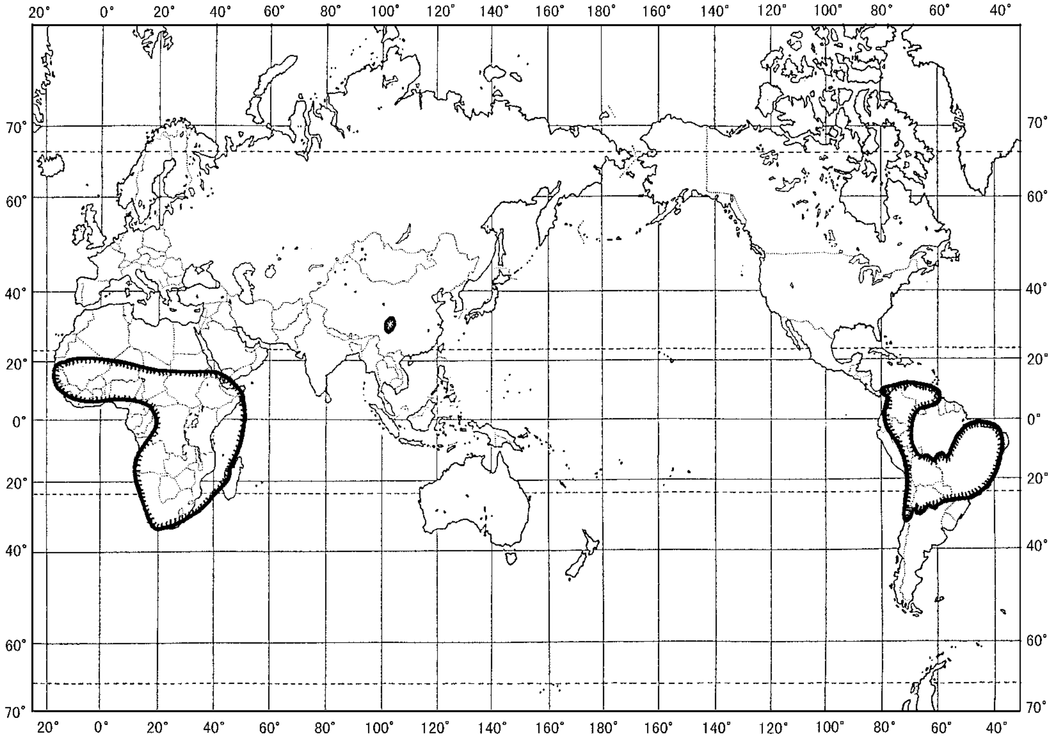

图 8　芒苞草属同 Velloziaceae 其他类群地理分布（Wu Zhengyi，1988）

Fig. 8　The distribution of *Acanthochlamys* and other groups of Velloziaceae（Based on WU Zhengyi，1988）.

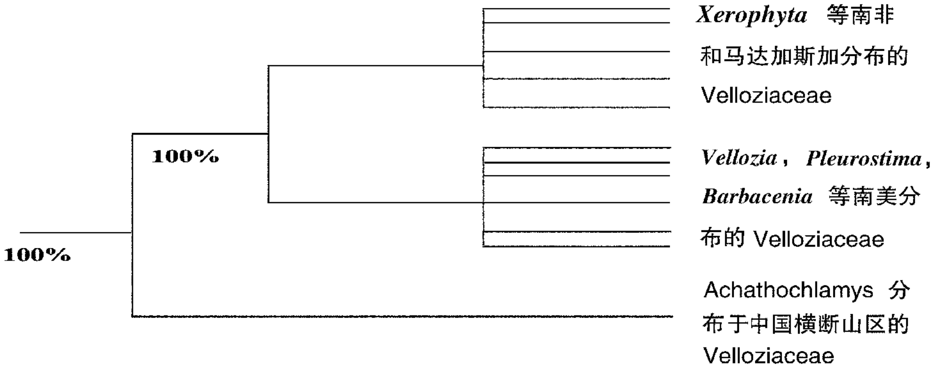

图 9　Velloziaceae 各类群的分子系统关系（根据 Behnke 等，2000 修改）

Fig. 9　A part of phylogenetic trees of Velloziaceae based on DNA data，bootstrap percentages are below branches（revised based on Behnke *et al*，2000）

漠从以地中海近东为分布中心的糙苏属（*Phlomis*）中衍生出来的年轻类群（吴征镒和李锡文，1982；李锡文，1989）。事实上许多唇形科的中国－喜马拉雅特征属如钩萼草属（*Notochaete*），绵参属（*Eriophyton*），扭连钱属（*Phyllophyton*）等归根结底都是在古地中海

退却，喜马拉雅隆升中由其地中海的祖先类群分化形成的，有着深远的古地中海渊源。

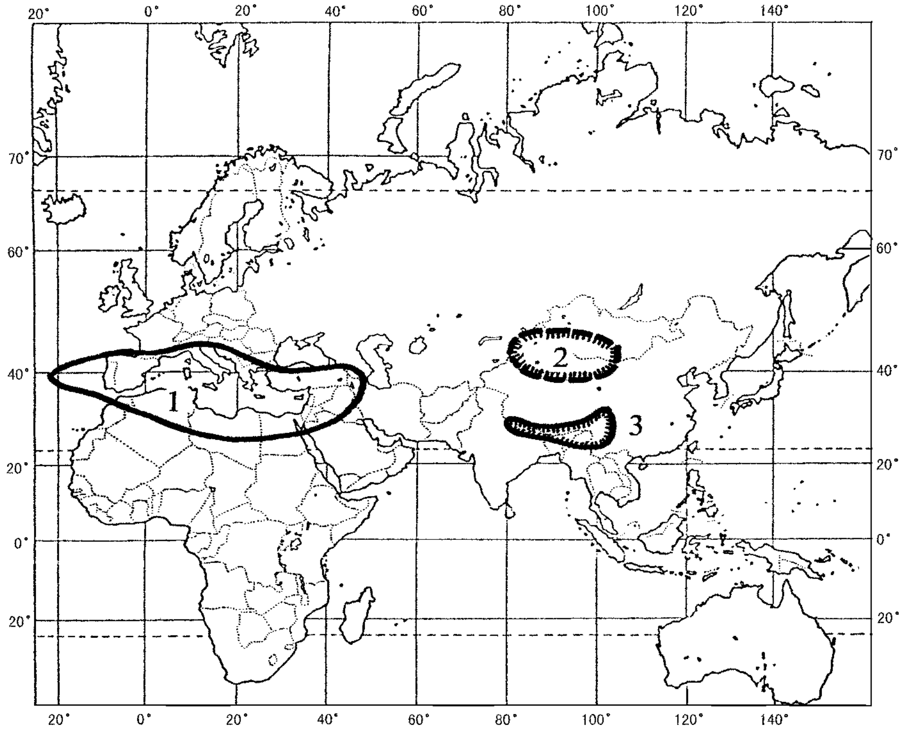

图 10　黄花木属，Anagyris 和沙冬青属的地理分布（Turner，1981）

Fig. 10　The distribution of *Piptanthus*，*Anagyris* and *Ammopiptanthus*（Based on Turner，1988）

1. *Anagyris*；2. *Ammopiptanthus*；3. *Piptanthus*

2　结论

古地中海的退却和喜马拉雅及横断山的隆起是第三纪以来的重要地质事件。原来分布广阔的地中海沿岸温暖的北特提斯植物区系（湿热的常绿阔叶林），在始新世时随着古地中海的逐步退却，非洲－阿拉伯－及欧亚大陆的融合，气候进一步干旱，逐步消失而演变为适应旱生的植物区系，进而发展成了现代地中海植物区系。此期印度板块同欧亚板块相撞，青藏高原隆升，导致了季风环流体系逐步形成（Chang，1989）。季风的形成带来充足的水分条件，进而使得始新世古地中海沿岸的北特提斯植物区系在东亚得以保存并进一步发展，许多类群在横断山区和东喜马拉雅复杂而优越的环境条件中得到了进一步发展甚至形成分化中心，而成为了横断山区亚热带森林区系的一个重要的组成部分。另一方面喜马拉雅的隆升，使得古地中海沿岸在始新世以后形成的干旱的现代地中海区系随着喜马拉雅和横断山的隆升，逐步向适应高山环境分化发展，有些消亡，有些残存在河谷地带，有些则分化形成新的类群和新的分化中心，进而成了喜马拉雅－横断山现代高山植物区系及中国－喜马拉雅成分的一重要组成部分。

致谢 该研究得到吴征镒院士的指导和教诲，谨此致谢。

〔参考文献〕

郭双兴，1986．四川理塘始新统热鲁组化石植物群特征及桉属的历史．中国科学院青藏高原综合考察队编．横断山综合考察专集（2）［M］．北京：北京科学技术出版社，66—70

金振洲，1987．硬叶常绿阔叶林．见：吴征镒，朱彦丞主编．云南植被［M］．北京：科学出版社，361—374

李炳元，王富葆，1986．滇西北、川西南地区地貌的基本特征．见：中国科学院青藏高原综合考察队编，横断山综合考察专集（2）［M］．北京：北京科学技术出版社，175—183

李建强，1999．山毛榉科植物的起源和地理分布．见：路安民主编，种子植物科属地理［M］．北京：科学出版社，218—235

梁松筠，1999．百合科（狭义）植物的分布区对中国植物区系研究的意义．见：路安民主编，种子植物科属地理［M］．北京：科学出版社，543—564

刘玉壶，夏念和，杨惠秋，1999．木兰科的起源、进化和地理分布．见：路安民主编，种子植物科属地理［M］．北京：科学出版社，65—74

瑞曼等编著（金玉玕，王向东，王玥译），2001．国际地层表说明［J］．国际地层学杂志，增刊 Vol．24．321—340

陶君蓉，2000．中国晚白垩纪至新生代植物区系的发展演变［M］．北京：科学出版社，40—126

吴征镒，1988．西藏植物区系的起源及其演化．见：吴征镒主编，西藏植物志［M］．北京：科学出版社，**5**：874—902

吴征镒，王荷生，1985．中国自然地理——植物地理［M］．北京：科学出版社，118—121

武素功，李沛琼，1986．川西、滇北金沙江河谷的植物区系．见：中国科学院青藏高原综合考察队编，横断山综合考察专集（2）［M］．北京：北京科学技术出版社，416—430

周立华，1999．论无心菜属的地理分布．见：路安民主编，种子植物科属地理［M］．北京：科学出版社，259—269

APG（Angiosperm Phylogeny Group），1998．An ordinal classification for the families of flowering plants［J］．*Ann Moissouri Bot Gard*，**85**：531—553

Axelrod DI，1975．Evolution and biogeography of Madrean-Tethyan Sclerophyll vegetation［J］．*Ann Missouri Bot Gard*，**62**：280—334

Axelrod DI，1983．Biogeography of oaks in the Arcto-Tertiary Province［J］．*Ann Missouri Bot Gard*，**70**：629—657

Behnke HD，Treutlein Wink JM，*et al*，2000．Systematics and evolution of Velloziaceae，with special reference to sieve-element plastids and rbcL sequence data［J］．*Bot Journ Linn Soc*，**134**：93—129

Browicz K，1978．Geographic distribution of some shrubs from the family Leguminosae in southwestern Asia［J］．*Arboretum Kornickie Rocznik*，XXIII：5—30

Chang David HS，1989．The Tibetan Plateau in relation to the vegetation of China［J］．*Ann Missorui Bot Gard*，**70**：564—570

Chase MW，Duvall MR，Hills HG，*et al*，1995．Molecular Systematics of Lilianae．In：Rudall PJ，Cribb PJ，Culter DF *et al* eds，Monocotyledons：Systematics and Evolution［M］．Kew：Royal Botanic Gardens，109—107

Chen Pei-Ji，1987．Cretaceous paleogeography in China［J］．*Palaeogeography*，*Palaeoclimatology*，*Palaeoecology*，**59**：49—56

Chuang H（庄璇），1981．The Systematic Evolution and the geographical distribution of Meconopsis Vig［J］．*Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**3**（2）：139—146

Gao BC（高宝莼），1998．Confirmation of Acanthochlamydaceae，a new proposed monocotyledons family and its systematic position［J］．*Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**20**（1）23—31

Good RDO，1930．The geography of the genus *Coriaria*［J］．*New Phytol*，**29**：170—198

Guo Shuangxing，1985．Preliminary interpretation of Tertiary Climate by using megafossil floras in China［J］．*Palaeontololgia Cathayana*，**2**：169—176

Jin ZZ（金振洲），Ou XK（欧晓昆），Ou PD（区普定），*et al*，1994．A Preliminary study on the floristic characteristics of seed plants in the dry-hot river valley of Jinshajiang［J］．*Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**16**（1）：1—16

Jin ZZ（金振洲），Yang YP（杨永平），Tao GD（陶国达），1995．The floristic characteristics，nature and origin of seed plants in

the dry-hot river valley of SW China［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**17**（2）：129—143

Jork KB，Kadereit JW，1995. Molecular phylogeny of the Old World representatives of Papaveraceae subfamily Papaveroideae with special emphasis on the genus *Meconopsis*［J］. *Pl Syst Evol*，Suppl. **9**：171—180

Kubitzk Krutzsch KW，1996. Origins of East and South East Asian Plant Diversity. In Zhang Aolou，Wu Sugong（Eds.），Proceedings of the First International Symposium on Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants［C］. Beijing：China Higher Education Press

Li H（李恒），1981. The study of areas of the Genus *Ceratostigma* Bunge［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**3**（1）：49—55

Li HW（李锡文），1979. The geographical distribution of Chinese Lauraceae plants［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报），**17**（3）：24—40

Li J（李捷），1992. The floristic geogarphy of Lauraceous Plants in Yunnan［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**14**（4）：353—361

Li J（李进），Chen KY（陈可咏），Li BS（李渤生），1998. The variation of genetic diversity of *Quercus aquifolioides* in different elevations［J］. *Acta Botanica Sinica*（植物学报），**40**（8）：761—767

Li J，Christophel DC，2000. Systematic relationships within the Litsea Complex（Lauraceae）：a cladistic analysis on the basis of morphological and leaf cuticle data［J］. *Austr Syst Bot*，**13**：1—13

Li XW（李锡文），1989. The geographical distribution of Labiatae in Hengduan Mountains［J］. *Bulletin of Botanical Research*（植物研究），**9**（2）：103—122

Li XW（李锡文），1994. Two big biodiversity centres of Chinese endemic genera of seed plants and their characteristics in Yunnan Province［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**16**（3）：221—227

Li XW（李锡文），1995. The origin and evolution of Litsea genera group（Lauraceae）in Lauraceae［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**17**（3）：251-254

Li XW（李锡文），Li J（李捷），1993. A preliminary floristic study on the seed plants from the region of Hengduan Mountain［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**15**（3）：217—231

Mai DH，1989. Development and regional differentiation of the European vegetation during Tertiary［J］. *Pl Syst Evol*. **162**：79—91

Manos，PS，Doyle JJ，Nixon KC，1999. Phylogeny，biogeography，and process of molecular differentiation in *Quercus* Subgenus *Quercus*（Fagaceae）［J］. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. **12**（3）：333—349

Martinetto E，1996. East Asian Elements in the Plio-Pleistocene Floras of Italy［M］. Floristic Characteristics and Proceedings of the First International Symposium on Floristic Characteristics and Diversity of East Asian Plants. Beijing：China Higher Education Press

Mathew B，1989. Helleborus［M］. Alpine Garden Society

Myers N，Mittermeier RA，Mittermeier CG，*et al*，2000. Biodiversity hotspots for conservation priorties［J］. *Nature*，**403**（24 February，2000）：853—858

Palamarev E，1989. Paleobotanical evidences of the Tertiary history and origin of the Mediterranean sclerophyll dendroflora［J］. *Pl Sys Evol*，**162**：93—107

Salatino A，M，LF，Dello-Silva RD，M-A，van Sluys，2001. Phylogenetic Inference in Velloziaceae Using Chloroplast TrnL-F Sequences［J］. *Syst Bot*，**26**（1）：92—103

Samuel RA. Bachmair，Jobst J，*et al*，1998. ITS sequences from nuclear rDNA suggest unexpected phylogenetic relationships between EuroMediterranean，East Asiatic and North American taxa of Quercus（Fagaceae）［J］. *Pl Syst Evol*，**211**：129—139

Suc JC，1984. Origin and evolution of the Mediterranean vegetation and climate in Europe［J］. *Nature*，**307**（2）：429—432

Sun H（孙航），Zhou ZK（周浙昆），1996. The characters and origin of the flora from the big bend gorge of Yalu Tsangpu（Brahmabutra）River，Eastern Himalayas［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**18**（2）：185—204

Sun H（孙航），Zhou ZK（周浙昆），1997. The phytogeographical affinities and nature of the big bend gorge of the Yalu Tsangpo River，S. E. Tibet，E. Himalayas［J］. *Chin J Appl Environ Biol*（应用与环境生物学报），**3**（2）：184—190

Sun H，McLewin W，Fay MF，2001. Molecular phylogeny of *Helleborus*（Ranunculaceae），with an emphasis on the East Asia-Mediterranean disjunction［J］. *Taxon*，**50**：1001—1018

Takhtajan A，1969. Flowering Plants Origin and Dispersal ［M］. Oliver & Boyd：Edinburgh，165—203

Takhtajan A，1997. Diversity and Classification of Flowering Plants ［M］. New York：Columbia University Press

Tang YC（汤彦承），2000. On the affinities and the role of the Chinese Flora ［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**22**（1）：1—26

Tang YC（汤彦承），Li LQ（李良千），1996. The phytogeography of caprifoliaceae S. Str. with its implications for understanding eastern asiatic Flora ［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报），**34**（5）：453—478

Turner BL，1980. Revision of the genus *Piptanthus*（Fabaceae：Thermopsideae）［J］. *Brittonia*，**32**：281—285

Turner BL，1981. Thermopsideae. In：Polhill R M，Raven P H（eds），Advances in Legume Systematics ［M］. Kew：Royal Botanic Gardens，**1**：403—407

Uzunova K，Palamarev E，Ehrendorfer F，1997. Anatomaical changes and evolutionary trends in the foliar epidermis of extant and fossil Euro-Mediterranean oaks（Fagaceae）［J］. *Pl Syst Evol*，**204**：141—159

Wang HC（王恒昌），Sun H（孙航），2001. A preliminary study on phytogeography of the Tribe Thermopsideae（Papilionaceae）［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**23**（1）：17—28

Wang WT（王文采），1992. On some distribution patterns and some migration routes found in the eastern Asiatic Region（Cont.）［J］. *Acta Phytotaxonomica Sinica*（植物分类学报），**30**（2）：97—117

Wu Zheng-yi，1988. Hengduan mountain flora and her significance ［J］. *Journ Jap Bot*，**63**（9）：1—311

Wu ZY（吴征镒），Li HW（李锡文），1982. On the evolution and distribution in Labiatae ［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**4**（2）：97—118

Yokoyama J，Suzki M，Iwatsuki K，*et al*，2000. Molecular phylogeny of *Coriaria*，with special emphasis on the disjunt distribution ［J］. *Mol Phyl Evol*，**14**（1）：11—19

Yuan YM，Peng ZX，1990. An evaluation on morphology and systematics of Thermopsideae（Leguminosae）from China ［J］. *Chinese J Bot*，**2**（2）：141—149

Zheng Z（郑卓），1989. Flora evolution of northwestern Mediterranean area since the Miocene and the appearance of Mediterranean vegetation ［J］. *Guihaia*（广西植物），**9**（1）：13—20

Zhou Zhe-kun，Wilkinson H，Wu Zheng-yi，1995. Taxonomical and evolutionary implications of the leaf anatomy and architecture of *Quercus* L. subgenus *Quercus* from China ［J］. *Cathaya*，**7**：1—34

Zhou ZK（周浙昆），1992. Origin，Phylogeny and Dispersal of *Quercus* from China ［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**14**（3）：227—236

Zhou ZK（周浙昆），1993a. Geographical distribution of *Quercus* from China ［J］. *Journal of Graduate School*，*Academia Sinica*（中国科学院研究生院学报），**10**（1）：95—108

Zhou ZK（周浙昆），1993b. The fossil history of *Quercus* ［J］. *Acta Botanica Yunnanica*（云南植物研究），**15**（1）：21—23